©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Eine neue Rekonstruktion des Höhlenbären (*Ursus spelaeus* Ros.)

Von Erich Thenius
(Paläontologisches und Paläobiologisches Institut der Universität Wien)

Mit 3 Tafeln*

(Vorgelegt in der Sitzung am 10. Mai 1951)

I. Einleitung.

In Fortsetzung der durch Prof. O. Abel ins Leben gerufenen Rekonstruktionsarbeiten über fossile Wirbeltiere konnte Verf. Ende 1948 mit Herrn F. Effenberger als künstlerischem Mitarbeiter die Rekonstruktionstätigkeit wieder aufnehmen. Als deren Ergebnis liegen bisher Rekonstruktionsmodelle von *Sivatherium giganteum* Falc. u. Cautl., *Bison priscus* Bojan. und *Ursus spelaeus* Ros., die in $^1/_{15}$ bzw. $^1/_{10}$ nat. Größe gehalten sind, vor.

An dieser Stelle sei jedoch nur auf die letzte Rekonstruktion, die des Höhlenbären, näher eingegangen[1], da sie in einigen wesentlichen Punkten von den bisherigen (s. König 1911), speziell aber von den Abel-Roubalschen (1923 u. 1931), abweicht.

Folgende Gründe waren für die Ausführung einer neuen Rekonstruktion maßgebend: So ließ ein bereits durch Kollegen Doz. A. Papp anläßlich eines Vortrages durchgeführter Vergleich des Skelettschädels des Höhlenbären mit dem des Rekonstruktionsmodells des Mixnitzer Höhlenbären (Abel-Roubal 1931)

* Für Überlassung der Klischees sei der Gesellschaft für „Natur und Technik", Wien, bestens gedankt. Vgl. „Höhlenbären sehen dich an", Natur und Technik 4, H. 9, Wien 1951.

[1] Für wertvolle Unterstützung durch leihweise Überlassung von Filmen und Reproduktionen sowie Anfertigung von Phasenbildern sei Herrn Prof. Hübl, Bundesstaatliche Lichtbildstelle Wien, sowie Herrn Prof. Dr. O. Storch †, Vorstand des Zoologischen Institutes der Universität Wien, auch an dieser Stelle mein verbindlichster Dank ausgesprochen.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Merkmale an letzterem erkennen, die mit dem Skelettschädel nicht in Einklang zu bringen waren. Zugleich war Verf. genötigt, zur Darstellung der wichtigsten quartären Säugetierarten Mitteleuropas (vgl. Thenius 1950) eine zeichnerische Rekonstruktion zu entwerfen, die den aus dem Skelett erschließbaren Verhältnissen gerecht wurde. Dies war, abgesehen von den erwähnten Unterschieden im Schädelbau auch für die Extremitätenstellung durch Untersuchungen des Verf. (1945, 1947) anläßlich eingehender Studien über den Sohlengang der Bären für das Abel-Roubalsche Rekonstruktionsmodell in Frage gestellt worden. Außerdem ließ eine für das Niederösterreichische Landesmuseum vom Verf. durchgeführte Skelettmontage eines Höhlenbären aus der Merkensteiner Höhle[2] erkennen, daß die von Abel angenommene Überbauung der vorderen Extremität nur sehr schwach entwickelt ist, was bereits an Hand von vergleichenden proportionsmäßigen Untersuchungen an rezenten Ursiden vermutet worden war. Weitere Untersuchungen über die Grundlagen (zeichnerische Darstellungen durch den prähistorischen Menschen), die Abel (1933) zur Annahme eines Fetthöckers in der Widerristgegend des Höhlenbären veranlaßten, führten zu einer abweichenden Deutung der Höhlenzeichnungen.

Auf Grund dieser Erkenntnisse schien dem Verf. eine neuerliche Rekonstruktion unerläßlich. Das Ergebnis lege ich hiemit der Fachwelt vor.

Als Grundlage zur Durchführung dieser Arbeit dienten die Höhlenbärenmaterialien des Paläontologischen und Paläobiologischen Institutes der Universität Wien (Mixnitz, Winden usw.) und des Naturhistorischen Museums Wien[3] (Slouperhöhle, Merkensteiner Höhle usw.) sowie vereinzelte Skelettmaterialien aus der Sammlung des Niederösterreichischen Landesmuseums (Merkenstein). Ferner wurden Bewegungsbilder rezenter Bären zum Studium der Bewegungsweise herangezogen.

Für die Rekonstruktion des Schädels wurde ein typisches Exemplar ausgewählt. Auch für Rumpf- und Extremitätenskelett fanden, da individuell zusammengehörige Skelettmaterialien nicht

[2] Für die Erlaubnis, Skelett- und Schädelrekonstruktionen hier veröffentlichen zu können, spreche ich Herrn Dr. L. Machura, Niederösterreichisches Landesmuseum, auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank aus.

[3] Herrn Prof. Dr. O. Kühn, damals Direktor der Geologisch-Paläontologischen Abteilung des Naturhistorischen Museums Wien, sowie Herrn Oberst F. Mühlhofer sei für ihre Unterstützung auch an dieser Stelle bestens gedankt.

vorlagen[4], aus dem vorhandenen Material proportionsmäßig entsprechende Knochen Verwendung, was durch Auswahl der um den Mittelwert liegenden Reste erreicht wurde. In Zusammenhang damit wurden auch die durch Ehrenberg (1942) eingehend beschriebenen Höhlenbärenskelettmaterialien aus der Salzofenhöhle im Toten Gebirge, soweit jeweils individuell zusammengehörig, zu zeichnerischen Detailrekonstruktionen herangezogen. Diese bestätigten im wesentlichen die auf Grund der Skelettmontage gewonnenen Ergebnisse. Da es sich jedoch um sogenannte „hochalpine Kleinformen" des Höhlenbären handelt, die Braunbärengröße nicht überschritten, wurde von einer direkten Auswertung für das Rekonstruktionsmodell Abstand genommen.

II. Die Skelettreste als Grundlage der neuen Rekonstruktion.

Wie schon angedeutet, wurden, um der Rekonstruktion eine möglichst exakte Grundlage zu geben, eine Skelettmontage durchgeführt sowie ein Skelettschädel des Höhlenbären samt Unterkiefer in Lebensgröße modelliert.

Schädel: Da als eines der wesentlichsten Unterscheidungsmerkmale gegenüber den übrigen Ursiden (abgesehen vom Gebiß) die Glabellarbildung angesehen werden muß (s. Marinelli 1931, p. 334), wurde für die Schädelrekonstruktion ein typisches Exemplar ausgewählt. Dies ist bei der bekannt großen Variabilität nicht ganz leicht. Es ist dies Schädel Nr. 2 (s. Abb. 2) aus der Drachenhöhle bei Mixnitz, den bereits Marinelli (1931, p. 416) als besonders breit und mit extremer Glabella versehen schildert. Er gehört somit dem sogenannten „Mopstypus" an, ein Terminus, der im wesentlichen auf Antonius (1921) zurückgeht und der analog zu den heutigen Hunderassen neben einem „Windhundtypus" ausgeschieden wurde. Diese Unterscheidung hat, wie die Untersuchungen Marinellis gezeigt haben, wohl ihre Berechtigung, führte jedoch bei früheren Rekonstruktionen des Höhlenbären durch Abel infolge zu enger Anlehnung an den Begriff „Mops" zu einer Verzerrung der tatsächlichen Gegebenheiten.

Den Anlaß, von Mopsschnauzigkeit zu sprechen, gab zweifellos die Glabella, deren vermutliche Entstehungsursachen bereits Marinelli (1931, p. 476) ausführlich diskutiert. Nun besteht das charakteristische der Mopsschnauzigkeit nicht bloß in der Gla-

[4] Wie bereits Ehrenberg (1942, p. 533) mit Recht hervorhebt, sind sämtliche der in den europäischen Museen befindlichen Skelettmontagen des Höhlenbären aus Knochen verschiedener Individuen zusammengesetzt (vgl. Koby 1944 a, p. 58, Fußnote wegen Wildkirchli-Skelett).

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

bellarbildung, sondern in der gleichzeitigen Verkürzung des Oberkiefers, die in der Regel zu einer Prognathie des Unterkiefers führt. Beim Höhlenbären jedoch ist bei mopsschnauzigen Typen sowohl eine Verkürzung des Fazial- als auch des Kranialteiles eingetreten (vgl. Marinelli 1931, p. 395), so daß eine reine Verkürzung des Gesichtsschädels, wie sie für den Mopstypus zu fordern ist, gar nicht vorhanden ist. Im Gegenteil, verglichen mit dem Braunbären, ergibt sich, daß der Fazialschädel beim Höhlenbären relativ länger ist (vgl. Koby 1944, p. 63).

Diese Feststellung war für die Rekonstruktion natürlich sehr wesentlich und wurde durch die Ergänzung der Weichteilpartien voll bestätigt. Wie der in Abbildung 3 in Lebensgröße rekonstruierte Höhlenbärenschädel des Exemplars Nr. 2 aus Mixnitz zeigt, ist von einer Schnauzenverkürzung, wie sie die Abel-Roubalsche Rekonstruktionsmodelle zeigen (vgl. Abb. 5), nichts zu bemerken. Die Schnauze ist typisch bärenartig, nicht verkürzt, wie man sie zumindest beim „Mopstypus" erwartet hätte. Die Ergänzung der Weichteile wurde vorerst an Hand eines Braunbärenskelettschädels vorgenommen, wobei sich die Anwendbarkeit dieser Methode auch auf den Höhlenbären ergab. Hinsichtlich der Ausbildung der Behaarung (Dichte, Länge usw.) und Ohren (Größe, Stellung) habe ich mich an rezente (Braun-) Bären gehalten. Somit unterscheidet sich der Höhlenbär im Schädel hauptsächlich durch die stark eingesenkte Stirnpartie von seinen lebenden Verwandten. Bekanntlich zeigen auch die ostasiatischen bzw. nordamerikanischen Großbären (Kamtschatkabär, Alaskabär usw.) Anzeichen zur Glabellarbildung, doch erreicht der Grad der Stirneinsenkung bzw. deren Aufwölbung nie jenes für den Höhlenbären charakteristische Maß. Sonstige Unterschiede liegen in der wohl etwas beweglicheren Schnauze, worauf nicht nur die Ausbildung der knöchernen Nasenöffnung schließen läßt, sondern auch die seitlich gelegenen präorbitalen Muskelgruben. Der kaudale Rand der knöchernen Nasenöffnung reicht weiter rückwärts als bei den Braunbären, wodurch, besonders bei Betrachtung des Schädels im Profil, eine Schnauzenverkürzung eingetreten zu sein scheint. Diese war auch maßgebend — zusammen mit der Glabellarbildung — von einem „Mopstypus" zu sprechen. Die stärkere Beweglichkeit der Schnauze steht in Zusammenhang mit der vorwiegend pflanzlichen Ernährung des Höhlenbären (vgl. auch p. 331).

Über die Schädelhaltung des Höhlenbären hat Bürgl (1933) bereits ausgeführt, daß diese etwas steiler gewesen sein dürfte als bei Braunbären, was auch in der Gesamtrekonstruktion zum Ausdruck gebracht wurde (s. Abb. 6).

Skelett: Während für den Schädel ein Exemplar aus der Drachenhöhle bei Mixnitz als Grundlage verwendet wurde, wurde zur Skelettmontage Material aus der Merkensteiner Höhle bei Bad Vöslau (Niederösterreich) herangezogen. Das Skelett mußte, wie stets, aus Knochen verschiedener, individuell nicht zusammengehöriger Exemplare montiert werden, wobei nur Reste voll erwachsener Individuen von mittlerer Größe herangezogen wurden (siehe Abb. 1). Dies deshalb, um ein annähernd proportionsgetreues Bild zu gewinnen. Zusätzlich durchgeführte Rekonstruktionen fußten auf Material aus Mixnitz (s. Abel und Kyrle 1913) und vom Salzofen (s. Ehrenberg 1942). Wie schon erwähnt, liegen von letzterem Fundplatz im Toten Gebirge verschiedene, individuell zusammengehörige Skelettpartien vor, die jedoch nicht typischen Höhlenbären, sondern sogenannten „hochalpinen Kleinformen" angehören, die in den Dimensionen ungefähr dem heutigen Braunbären gleichkommen.

Sämtliche Rekonstruktionen führten jedoch zum gleichen Ergebnis, indem sie erkennen ließen, daß dem Höhlenbären nur eine schwache „Überbauung" der Vorderextremität eigen ist, d. h. die physiologische Länge des Armes die des Beines nur wenig übertrifft.

Nun ist — ähnlich wie die Mopsschnauzigkeit des Schädels — nach Abel die Überbauung der Vorderextremität eines der charakteristischen Merkmale des Höhlenbären. Diese Annahme beruht auf der Tatsache, daß die Tibia des (Mixnitzer) Höhlenbären relativ kürzer ist als die des Braunbären. Nun wurde, da aus Mixnitz nur isolierte Extremitätenknochen vorlagen, die gleichzeitige Verlängerung des Femurs bzw. die Verkürzung von Radius und Ulna gegenüber dem Braunbären unberücksichtigt gelassen. Es ist verständlich, daß diese Proportionsverschiedenheiten ausgleichend auf die Gesamtlänge der Extremität wirken mußten und die „Tibienkürze" daher im Erscheinungsbild kaum zur Geltung kommt[5].

Diese geringe „Überbauung" wurde bei Darstellung der Gesamtrekonstruktion entsprechend berücksichtigt. In direktem Zusammenhang damit steht auch das Vorkommen eines Fetthöckers in der Widerristgegend, auf den im Abschnitt III zurückgekommen sei.

Andrerseits braucht eine morphologische Überbauung der Vorderextremität keine physiologische zu sein, wie beispielsweise der Malayenbär lehrt, dessen Extremitätenproportionen unter den lebenden Bären denen des Höhlenbären nahekommen. Der Malayenbär ist einerseits auch in der Hand plantigrad und winkelt ferner seine Vorderextremität viel stärker ab, so daß eine Überbauung nicht sichtbar ist (vgl. Thenius 1945).

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Entsprechend der Ausbildung der Gelenkflächen von Carpus und Tarsus kann auf eine von den heutigen Braunbären nicht abweichende Hand- und Fußstellung geschlossen werden, d. h. auf eine metacarpograde Hand und einen plantigraden Fuß. Dagegen zeigen die Gelenkflächen der Langknochen der Vorderextremität, speziell des Humerus, daß dieser Knochen etwas steiler gehalten wurde als beim Braunbären (vgl. auch die Ergebnisse Ehrenbergs 1942 über den relativ schmäleren Brustkorb als spelaeoides Merkmal). Dies bewirkt erst, daß es überhaupt zu einer im Gesamthabitus sichtbaren schwachen Überbauung der Vorderextremität kommt.

Auf die Extremitätenstellung während der Fortbewegung ist in Abschnitt V zurückgekommen (s. p. 330).

III. Die Bärendarstellungen des prähistorischen Menschen und ihre Bedeutung für die Rekonstruktion.

Aus zahlreichen südfranzösischen und spanischen Höhlen sind Gravierungen des paläolithischen Menschen bekanntgeworden, die Bären darstellen. Wie aus einer Unmenge gleichartiger Darstellungen hervorgeht, hat der prähistorische Mensch seine Jagdtiere meist in überaus realistischer Weise festgehalten, die nicht nur eine generelle Bestimmung ermöglichen, sondern auch einzelne Arten unterscheiden lassen. Es sei hier bloß an die Darstellungen der Equiden, die Pferde vom *Equus-przewalski*-Typus, einen Wildesel, ferner den Tarpan und einen schweren Pferdetyp *(Equus abeli)* erkennen lassen, erinnert. Es ist daher nicht verwunderlich, wenn gerade die Darstellungen des damaligen Menschen als wertvolles Hilfsmittel zur Darstellung von Rekonstruktionen paläolithischer Tierformen herangezogen wurden (s. Abel 1914 u. 1936 für das Mammut; 1937 für das Wollhaarnashorn; Abel u. Koppers 1933 für den Höhlenbären). Geben sie uns doch Aufschlüsse über Weichteile, die aus dem Knochenbau allein nie zu erschließen sind (vgl. Fetthöcker bei *Elephas primigenius* und *Bison priscus*). Ferner liefern sie eine wertvolle Bestätigung der aus dem Skelett erschlossenen Bewegungsstellung (vgl. z. B. Schädelhaltung beim Wollhaarnashorn; s. Zeuner 1934).

Da sich bereits O. Abel (1933) ausführlich mit den auf Bären zu beziehenden Darstellungen des jungpaläolithischen Menschen auseinandersetzte und die einzelnen Gravierungen einer Kritik unterzog, seien seine diesbezüglichen Ergebnisse hier kurz zusammengefaßt, bevor obige Darstellungen einer nochmaligen Deutung unterworfen seien.

Abel kommt auf Grund seiner Studien an dem Skelettmaterial des Höhlenbären aus der Drachenhöhle bei Mixnitz zu dem Ergebnis, daß von den 55 untersuchten „Bären"darstellungen aus dem französischen Jungpaläolithikum nur 4 sicher, 2 weitere wahrscheinlich auf den Höhlenbären, 27 einwandfrei, 4 vermutlich auf Braunbären zu beziehen sind. Die verbleibenden Gravierungen sind, außer einigen wenigen, die keine Ursiden darstellen, nicht genauer bestimmbar, da sie die angeblich für die Unterscheidung wichtigen Partien nicht aufweisen.

Während vor Abel die Unterscheidung von Braun- und Höhlenbär praktisch bloß an Hand des Stirnprofils getroffen wurde, indem ein gerade verlaufendes als arctoid, ein abgesetztes als spelaeoid betrachtet wurde, mißt Abel diesem Merkmal nur geringfügige Bedeutung zu und legt das Hauptgewicht auf die angeblich aus dem Skelettbau hervorgehende „Überbauung" der Vorderextremität (s. Abel 1923, 1933, p. 41). Abel (1933, p. 42) schreibt: „Das Lebensbild des Höhlenbären muß sich daher von dem eines der lebenden Bären aus der Braunbären- und Grizzlygruppe dadurch sehr bestimmt unterschieden haben, daß das Rückenprofil vom hohen Widerrist sehr schräg nach hinten zu abfiel, was der ganzen Erscheinung eines Höhlenbären einen sehr bezeichnenden Zug verliehen haben muß."

Es ist daher verständlich, daß Abel nur solche Darstellungen als Höhlenbären ansprechen konnte, welche das von ihm theoretisch geforderte Kennzeichen, nämlich stark nach rückwärts abfallendes Profil, aufweisen. Wie bereits im vorhergehenden Abschnitt ausgeführt, kann von einer starken Überbauung der Vorderextremität auch beim Höhlenbären nicht die Rede sein, so daß dieses Kriterium Abels hinfällig ist. Hinsichtlich der Glabellarbildung wurde bereits oben (s. p. 324) erwähnt, daß wohl gewisse lebende Bären Anzeichen einer Stirneinsenkung zeigen, die extreme Glabellarbildung jedoch für den typischen Höhlenbären gegenüber den gleichzeitig existierenden Braunbärenformen als wesentlichstes Unterscheidungsmerkmal angesehen werden kann (vgl. Koby 1944 a, Mottl 1940).

Dagegen können die hinsichtlich Schädelhaltung des Höhlenbären durch Abel gemachten Angaben voll bestätigt werden.

Wie wir durch Skelettfunde wissen, war während des Jungpaläolithikums der Höhlenbär eine der markantesten Erscheinungen der damaligen Tierwelt und übertraf den nur selten fossil gefundenen Braunbären zahlenmäßig sehr. Wohl nimmt die „Häufigkeit" des Höhlenbären gegen Ende des Jungpaläolithikums (Magdalenien) ab, ohne daß jedoch der Braunbär deshalb häufiger in Erscheinung

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

tritt. Dies hängt mit dem damaligen Biotop zusammen, indem der Braunbär mehr Waldbewohner war als der Höhlenbär.

Es wäre daher verwunderlich, wenn der damalige Mensch vornehmlich eine Form zur Darstellung brachte, die gegenüber einer verwandten Form (Höhlenbär) kaum in Erscheinung getreten ist[6].

Von den wenigen, durch Abel auf Höhlenbären bezogenen Darstellungen gehört die auf einem Kalksteingeröll eingravierte Bärenfigur zu den charakteristischesten (s. Abel 1933, Taf. I, Fig. 1). Sie soll nach Abel einen nach rechts schreitenden Höhlenbären darstellen und zeigt einen Bären mit schräg nach abwärts gesenktem Kopf, der eine starke Glabella aufweist und einen deutlichen Widerrist besitzt. Diese Darstellung, die auch meines Erachtens sicher auf einen Höhlenbären zu beziehen ist, stellt jedoch kein schreitendes, d. h. in Bewegung befindliches Tier dar (wie schon aus der Extremitätenstellung und der Darstellung von Hand und Fuß hervorgeht), sondern ein erlegtes Exemplar, dessen Schädel nach vorne gesenkt ist und dessen dadurch stärker hervortretende Schulterblätter einen Fettbuckel vortäuschen.

Damit ist gezeigt, daß auch die Darstellungen des prähistorischen Menschen keinen Beleg für die durch Abel angenommene starke Überbauung der Vorderextremität des Höhlenbären liefern. In Zusammenhang damit kann ich die Mehrzahl der von Abel (1933) besprochenen Bärendarstellungen nur auf Höhlenbären und nicht auf Braunbären beziehen.

IV. Die Unterschiede zwischen *Ursus arctos* und *Ursus spelaeus*[7].

Als Ergebnis der neuen Untersuchungen kann somit festgehalten werden: Von den durch Abel angeführten Unterschieden zwischen Braun- und Höhlenbär lassen sich die starke Überbauung der vorderen Extremität bei letzterem und ein in der Widerristgegend vorhandener Fetthöcker nicht belegen. Die Schnauze war beim Höhlenbären keineswegs kürzer als bei rezenten Braunbären. Dagegen scheint sie eher beweglicher gewesen zu sein. Die am Abel-Roubalschen Höhlenbärenmodell ferner feststellbare Plantigradie der Vorderextremität und der semiplantigrade

[6] Über das gleichzeitige Vorkommen von Braun- und Höhlenbär vgl. Stehlin (1933), Koby (1944), Mottl (1940) und Zapfe (1948). *Ursus arctos* tritt erst ab dem Jungpaläolithikum, mit dessem Ende der Höhlenbär ausstirbt, häufiger in Erscheinung.

[7] Es sind bloß die im Gesamthabitus sichtbaren Unterschiede berücksichtigt.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

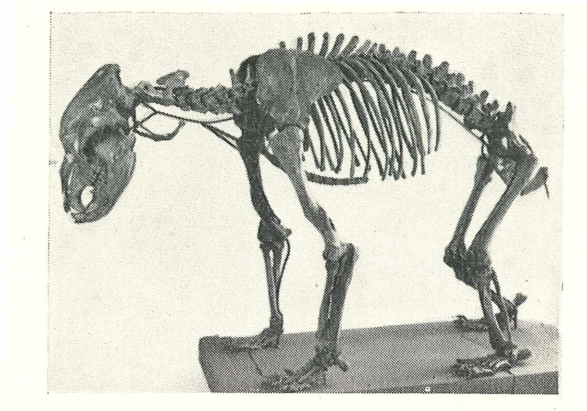

Abb. 1. *Ursus spelaeus* Rosenm. Montiertes Skelett. Aus Knochen verschiedener Individuen zusammengesetzt. Merkensteiner Höhle bei Bad Vöslau, Niederösterreich. N.-Ö. Landesmuseum.

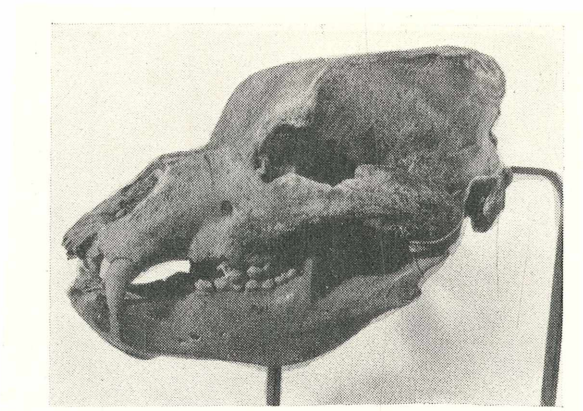

Abb. 2. *Ursus spelaeus* Rosenm. Schädel samt Unterkiefer aus der Drachenhöhle bei Mixnitz, Steiermark. Schräg seitlich gesehen. Beachte weite knöcherne Schnauzenöffnung. Paläont. u. Paläobiol. Institut der Universität Wien.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Abb. 3. *Ursus spelaeus* Rosenm. Plastische Schädelrekonstruktion des in Abb. 2 dargestellten Schädels in natürlicher Größe. Beachte Glabella und lange Schnauze. „Mopstypus". N.-Ö. Landesmuseum. Ausführung: F. Effenberger.

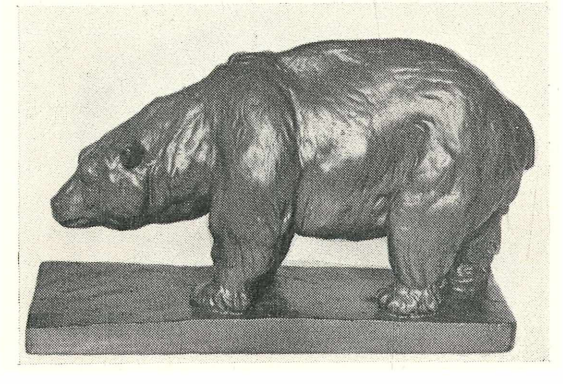

Abb. 4. *Ursus spelaeus* Rosenm. Rekonstruktionsmodell nach F. König 1911. Paläont. u. Paläobiolog. Institut der Universität Wien.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

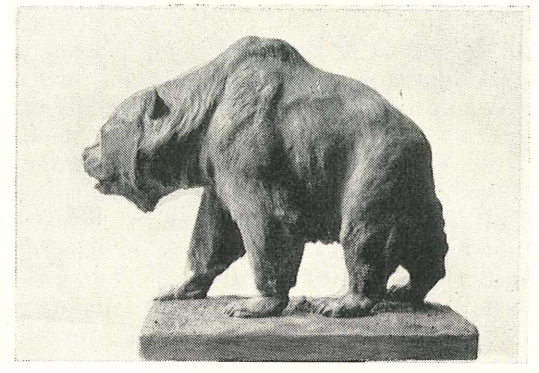

Abb. 5. *Ursus spelaeus* Rosenm. Rekonstruktionsmodell nach Abel-Roubal 1931. Mixnitzer Höhlenbär. Paläont. u. Paläobiolog. Institut der Universität Wien

Abb. 6. *Ursus spelaeus* Rosenm. Neues Rekonstruktionsmodell. Ausgeführt unter der Leitung des Verfassers von F. Effenberger, Wien 1950.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Fuß entsprechen nicht den auf Grund des Skelettbaues und den im Vergleich zu rezenten Ursiden erschlossenen Tatsachen. Während die Hand metacarpograd ist, ist der Fuß plantigrad, wobei bloß die Ferse schwach angehoben ist.

Weitere, aus der photographischen Reproduktion des Abelschen Rekonstruktionsmodells nicht ersichtliche Merkmale betreffen die Breitendimensionen und die Extremitätenstellung. Letztere ist für sämtliche Bären, wenn auch in verschiedenem Grad (bei (*Thalarctos maritimus* am schwächsten; bei *Helarctos malayanus* am stärksten), charakteristisch, indem die Vorderextremität etwas einwärts gedreht ist, wodurch von der Hand hauptsächlich die lateralen Strahlen belastet werden. Diese Einwärtsdrehung der Vorderextremität unterscheidet die Bären von den meisten übrigen Carnivoren. Sie wurde auch in der neuen Rekonstruktion berücksichtigt. Was die Breitendimensionen des Abel-Roubalschen Modells anbelangt, so sind diese meines Erachtens zu wenig berücksichtigt. Das Modell bietet durch die Schmalheit in sagittaler Ansicht keineswegs einen bärenartigen Eindruck. Daß dieser auch für den Höhlenbären angenommen werden muß, zeigte die Skelettkonstruktion. Selbst unter Berücksichtigung des etwas schmäleren Brustkorbes und kleineren Beckens muß der Gesamthabitus und damit die Körperbreite bärenartig gewesen sein.

Fassen wir die wichtigsten im Habitus auftretenden Unterschiede zwischen Braun- und Höhlenbär zusammen:

Braunbär (*Ursus arctos*)	Höhlenbär (*Ursus spelaeus*)
Keine Überbauung der Vorderextremität	Schwache Überbauung der Vorderextremität
Glabella fehlend bis ganz schwach angedeutet	Stets deutliche Glabella
Fazialschädel kürzer als Hirnschädel	Hirnschädel gleich lang oder kürzer als Fazialschädel
Knöcherne Nasenöffnung relativ steil	Knöcherne Nasenöffnung flacher gestellt; Hinterrand weiter kaudalwärts reichend

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Braunbär *(Ursus arctos)*	Höhlenbär *(Ursus spelaeus)*
Schädelhaltung weniger gesenkt	Schädelhaltung stärker gesenkt
Schwanz außen kaum sichtbar	Schwanz äußerlich schwach sichtbar
Ohren relativ größer	Ohren relativ kleiner

V. Über Bewegungsweise und Gangart der Bären.

Wie schon aus Kapitel II zu entnehmen ist, gehören die Bären zu den Sohlengängern, da ihr Hinterfuß bei normaler Fortbewegung mit voller Fläche (bloß die Ferse ist schwach angehoben) dem Boden aufliegt und abgerollt wird. Die Vorderextremität ist dagegen, wie Lips (1930) nachweisen konnte, metacarpograd, d. h. die Metacarpalia ruhen nur mit den distalen Abschnitten auf, während der Carpus überhaupt nicht mit dem Boden in Berührung tritt. Über diese Tatsache, die nicht bloß auf Grund des anatomischen Baues, sondern auch durch Röntgenaufnahmen bestätigt werden konnte, kann man sich bei den rezenten Braunbären stets überzeugen. Auch die Behaarung der Sohlenfläche steht damit in Zusammenhang. Eine Ausnahme bildet bloß *Helarctos malayanus*, dessen Vorderextremität plantigrad ist, was mit der Kletterfähigkeit in Zusammenhang steht und sich auch aus der Beschaffenheit der Sohlenfläche dieser Art ergibt (s. Thenius 1945). Wie Verf. bereits an andrer Stelle kurz darlegen konnte, gehören die Bären zu den sogenannten scheinbar sekundär plantigraden Säugetieren, da ihre Extremitätenproportionen (besonders Metapodien) etwas von den bei primären Sohlengängern abweichen. Diese Besonderheiten, die Verf. (1947) auf relativ lange Arboricolie der Vorfahren und der dadurch bedingten Einwärtsdrehung der Vorderextremitäten zurückführt, sind für sämtliche lebende Bären charakteristisch.

Über die Gangart der Bären finden sich in der Literatur nur wenig Angaben. Dank dem Entgegenkommen der Herren Prof. Dr. O. Storch † und Prof. Hübl konnte Verf. an Hand von Filmaufnahmen Studien über die Gangart des Braunbären anstellen, die

zu dem Ergebnis führten, daß *Ursus arctos* nicht als Wechselgänger, sondern als fast ausgesprochener Paßgänger zu bezeichnen ist. Jedenfalls benützt der Braunbär bei normaler Fortbewegung nicht den Wechselschritt. Diese Feststellung ist naturgemäß für Rekonstruktionen, bei denen die entsprechende (verwandte) Form in Bewegung dargestellt wird, wesentlich.

Das hier besprochene Modell (s. Abb. 6) zeigt den Höhlenbären nicht in Bewegung, indem die Vorderextremitäten auf gleicher Höhe nebeneinandergestellt sind und nur die rechte Hinterextremität in einer Stellung zeigt, bei der der rückwärtige Teil vom Boden abgehoben ist, der Fuß also im Begriff ist, sich vom Boden abzurollen. Denn daß bei der Ruhestellung bloß die Ferse etwas angehoben ist, wurde schon gesagt.

Wie bereits erwähnt, entspricht das Abel-Roubalsche Modell weder in der Extremitätenstellung noch durch den Wechselschritt den aus dem Skelettbau bzw. an Hand der rezenten Bären erschlossenen Tatsachen.

* *

Nach diesen Ausführungen über die Bewegungsweise der Ursiden seien noch einige Bemerkungen über die Lebensweise des Höhlenbären angeführt, die an sich nichts mit der neuen Rekonstruktion zu tun haben, dem Verf. jedoch gerade an dieser Stelle angebracht erscheinen.

Seiner absoluten Größe entsprechend, scheint der Höhlenbär keine Kletterform gewesen zu sein. Die Verstärkung der Metacarpalia steht einerseits in Zusammenhang mit den großen Körperdimensionen, andrerseits mit der schon erwähnten Einwärtsdrehung der Vorderextremität, die wieder in Beziehung mit einer arboricolen Lebensweise der Vorfahren zu bringen sein dürfte. Über die Ernährung lassen Gebiß, Lebensraum und fast völliges Fehlen von Koprolithen gewisse Schlüsse zu. Bekannt ist die enorme Komplikation der Backenzähne und die dadurch bewirkte Vergrößerung der Kaufläche, die oft sehr starke, bis auf die Wurzeln greifende Abkauung der Backenzähne sowie charakteristische Ausschleifungen an den I und C, die mit ziemlicher Sicherheit auf lang„halmige" Gewächse schließen lassen, wie sie uns in Form verschiedener Gräser entgegentreten. Diese mit SiO_2-Kristallen versehenen Pflanzen müssen eine gewisse Rolle bei der Ernährung des Höhlenbären gespielt haben. Wie das Vorkommen in größeren Meereshöhen in den Alpen erkennen läßt, bewohnte der Höhlenbär unter anderem die auch damals über der Baumgrenze liegenden Bergregionen, wo ihm an

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

pflanzlicher Nahrung keine Baumgewächse zur Verfügung standen. Daß der Höhlenbär fast ausschließlich herbivor war, läßt nicht allein das Gebiß erkennen. So ist in diesem Zusammenhang die Tatsache interessant, daß die Größenzunahme des Höhlenbären Hand in Hand mit der Komplikation der Backenzähne und deren Vergrößerung vor sich ging, was durchaus verständlich ist, wenn man bedenkt, daß die carnivoren Raubtiere, sofern sie ihre Beute erjagen müssen, über ein bestimmtes absolutes Maß nicht hinausgehen konnten.

So deutet also auch schon die Körpergröße auf eine verstärkte Herbivorie gegenüber den Braunbären, sofern man nicht Aasfresserei annehmen will, was jedoch schon allein in Anbetracht des fast völligen Fehlens von Höhlenbärenkoprolithen[8] unwahrscheinlich erscheint.

VI. Zusammenfassung.

Es wird über ein neues Rekonstruktionsmodell des Höhlenbären (*Ursus spelaeus* Rosenm.) berichtet, welches an Hand von Skelettmaterial und vergleichenden Beobachtungen an rezenten Ursiden sowie unter Berücksichtigung der Darstellungen des prähistorischen Menschen angefertigt wurde.

Die neue Rekonstruktion unterscheidet sich von den bisherigen, vor allem vom Abel-Roubalschen Modell, in manchen Punkten, wie der nur schwachen Überbauung der Vorderextremität, der längeren Schnauze und dem fehlenden Fetthöcker am Widerrist, Metacarpogradie in der Hand und Plantigradie im Fuß, Extremitätenstellung usw. Die Ausführungen werden durch Abbildungen erläutert. Die künstlerische Ausführung des Modells lag in den Händen von F. Effenberger. Die technischen Arbeiten führte Herr F. Zottl, Präparator des Paläontologischen Institutes der Universität Wien durch.

Literaturverzeichnis.

Abel, O., 1914, Neue Rekonstruktion des Mammut nach Zeichnungen des Eiszeitmenschen. Verh. Zool. Botan. Ges. **64**, Wien.
— 1923, Neue Rekonstruktion des Höhlenbären. Speläolog. Jb. **4**, Wien.
— 1936, Das europäische Mammut (Elephas primigenius). Leipzig (Wachsmuth).
— 1937, Das Wollhaarnashorn (Tichorhinus antiquitatis). Leipzig (Wachsmuth).

[8] Bekanntlich erhalten sich die Exkremente carnivorer Formen infolge der anderen Zusammensetzung weit eher fossil als solche von Herbivoren (vgl. das häufige Vorkommen von Koprolithen von *Crocotta spelaea*).

Abel, O. u. Koppers, W., 1933, Eiszeitliche Bärendarstellungen und Bärenkulte. Palaeobiologica **5**, Wien.
Abel, O. u. Kyrle, G., 1931, Die Drachenhöhle bei Mixnitz. Speläolog. Monogr. **7** u. **8**, Wien.
Antonius, O., 1921, Bericht über die Untersuchung der Höhlenbärenschädel. Anz. Österr. Akad. Wiss. math. naturw. Kl. 15, Wien.
Bürgl, H., 1939, Zur Frage der Schädelhaltung des Höhlenbären. Palaeobiologica **5**, Wien.
Ehrenberg, K., 1942, Berichte über Ausgrabungen in der Salzofenhöhle im Toten Gebirge. II. Untersuchungen über umfassendere Skelettfunde als Beitrag zur Frage der Form- und Größenverschiedenheiten zwischen Braun- und Höhlenbär. Palaeobiologica **7**, Wien.
Koby, Ed. F., 1944, Über das gleichzeitige Vorkommen von Höhlenbären und Braunbären im Jura. Eclogae geol. Helv. **36**, Basel.
— 1944, Un squelette d'ours brun du pleistocène italien. Verh. naturf. Ges. Basel **56**, Basel (1944 a).
König, F., 1911, Fossilrekonstruktionen. München (Dulz & Co.).
Lips, R., 1930, Modifikationen im Zusammenhang von Funktion und Gelenkflächenausbildung am Carpalsegment arctoider Säugetiere. Z. f. Säugetierkunde **5**, Berlin.
Marinelli, W., 1931, Der Schädel des Höhlenbären. In: Abel u. Kyrle, Die Drachenhöhle bei Mixnitz, Wien.
Mottl, M., 1940, Die Fauna der Mussolinihöhle. Geolog. Hungar. Ser. Pal. **14**, Budapest.
Stehlin, H. G. u. Dubois, E., 1933, La grotte de Cotencher; station moustérienne. Abh. Schweiz. Paläont. Ges. **52/53**, Basel.
Thenius, E., 1945, Die Plantigradie der Bären. Diss. Phil. Fakult. Univ. Wien, Nr. 16080, Wien.
— 1947, Über primäre und sekundäre Plantigradie bei Säugetieren. Anz. Österr. Akad. Wiss. math.-naturw. Kl. 6, Wien.
— 1950, Mitteleuropas eiszeitliche Tierwelt im Bild. Natur u. Technik **4**, H. 2/3, Wien.
Zapfe, H., 1948, Die altplistozänen Bären von Hundsheim in Niederösterreich. Jb. geol. B.-Anst. Wien 1946, Wien.
Zeuner, F. E., 1934, Die Beziehungen zwischen Schädelform und Lebensweise bei den rezenten und fossilen Nashörnern. Ber. naturf. Ges. Freiburg i. Br. **34**, Naumburg.